Stingelin Th. Die Cladocera der umgebung von Basel.— Revue Suisse de Zoologie, 1895—1896, 3, p. 159—274.
Werestschagin G. Zur Cladocerenfauna des Nowgorodischen Gouvernements.— Zool. Anzeig., 1911, 37, S. 553—561.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
27.X 1978 г.

УДК 576.744.591.4:595.384.16

С. Я. Бродский, А. П. Сидоренко, К. Б. Ставровский

О КОРРЕЛЯТИВНЫХ СВЯЗЯХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЕЧНЫХ РАКОВ (CRUSTACEA, ASTACIDAE) *

Из всей суммы признаков организма практически всегда можно выделить группы отдельных более сильно скоррелированных между собой — «корреляционные плеяды» (Terentyev, 1931; Терентьев, 1959). Существование таких групп обусловлено относительно независимым онтогенетическим развитием отдельных частей организма (Северцов, 1949).

Ракообразные, в том числе и речные раки, в этом отношении изучены слабо. А работы, посвященные изучению коррелятивных связей и их адаптивному значению, нам неизвестны.

Объектом исследования служили 4 подвида понтических раков, популяции которых заселяют четыре ракопромысловых водоема УССР, а именно: номинативный длиннопалый рак (*Pontastacus leptodactylus leptodactylus* Eschscholtz) из каховского водохранилища, белый днестровский рак (*P. eichwaldi bessarabicus* Brodsky) из Днестровского лимана, белый дунайский рак (*P. eichwaldi danubialis* Brodsky) из оз. Ялпух и красный дунайский рак (*P. cubanicus daucinus* Brodsky) из оз. Катлабух. Объем исследованного материала представлен в табл. 1.

Измерения проводили по схеме, принятой Скориковым (1911) для рака Пильцова — *Astacus* (*Pontastacus*) *pylzovi*: 1 — длина тела; 2 — длина головогруди с ростру-

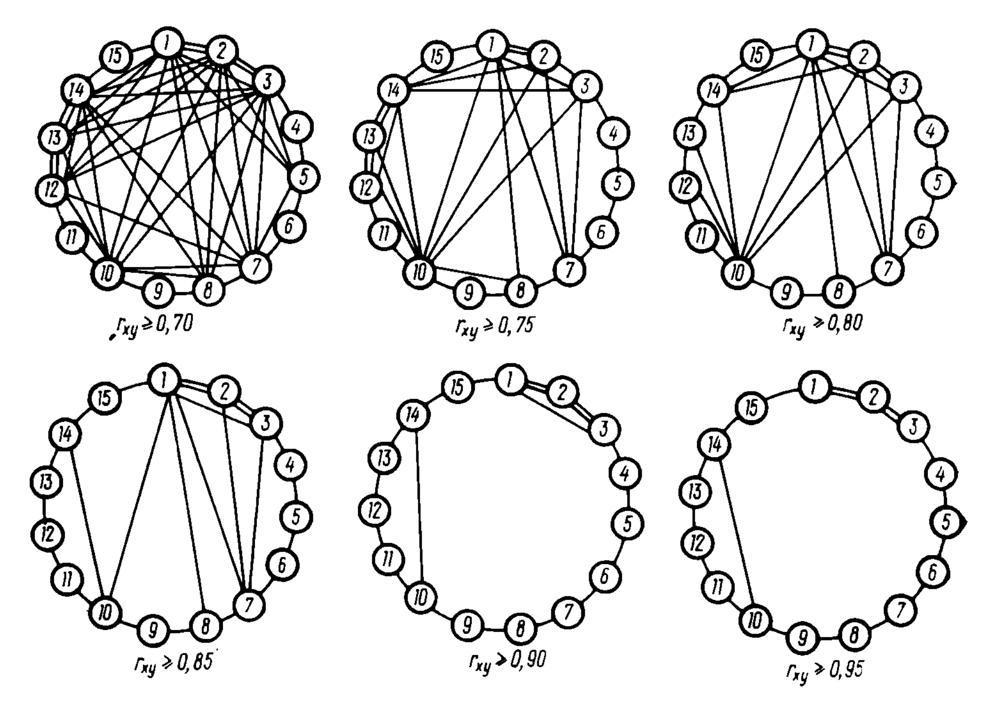
Таблица 1

Количество исследованных речных раков из различных водоемов УССР

Подвид	Водоем	Дата сбора	Исследовано особей		
			♂	♀	♂ и ♀
Белый днестровский рак	Днестровский лиман	1976 май, ноябрь	69 61	49 50	118 111
Белый дунайский рак	оз. Ялпух	1976 ноябрь	70	29	99
Красный кубанский рак	оз. Катлабух	1976 ноябрь	57	—	57
Длиннопалый рак	Каховское водохранилище	1975 апрель	53	74	127
Всего			310	202	512

* Работа доложена на Всесоюзной научной конференции по использованию промысловых беспозвоночных в пищевых, кормовых и технических целях (Одесса, 22—25 ноября 1977 г.).

мом; 3 — длина головогруди без рострума; 4 — длина рострума; 5 — ширина головогруди; 6 — длина тельсона; 7 — ширина тельсона; 8 — длина абдомена; 9 — ширина абдомена; 10 — длина клешни; 11 — толщина клешни; 12 — длина ладони; 13 — ширина ладони; 14 — длина подвижного пальца; 15 — ширина рострума. Измерено 512 особей. По результатам сезонных наблюдений, рассчитали по 105 коэффициентов линейной корреляции (r_{xy}) отдельно для самцов и самок каждой популяции (всего 945 коэффициен-



Связи между признаками самцов белого дунайского рака при различных пороговых уровнях (обозначения признаков даны в тексте).

тов). Дальнейший анализ базировался на выделении корреляционных плеяд по методам Терентьева (1959, 1960).

Границу между внутриплеядными и межплеядными связями находили по гистограммам распределения величины коэффициентов корреляции. Затем анализировали только внутриплеядные связи, используя при этом метод «подвижного уровня» (сечение терентьевского «корреляционного цилиндра» на разных уровнях). На каждом уровне проводили анализ сохраняющихся связей, после чего следовало повышение порога. Пороговые уровни брали через каждые 0,05. Постепенное повышение порога, приводящее к разрыву межплеядных связей и их исключение из анализа, сокращало количество рассматриваемых признаков и на определенном этапе позволило выявить «осмысленные» плеяды (рисунок).

В процессе исследования на каждом пороговом уровне оценивали степень общей скоррелированности изучаемых признаков по коэффициенту гомогенности (Терентьев, 1960), который представляет собой отношение числа сохранившихся на данном пороговом уровне связей к общему числу изучаемых. В результате проведенного анализа было установлено, что а) все коэффициенты корреляции (r_{xy})$\geqslant$0,10 —положительные. Коэффициенты (r_{xy})$\geqslant$0,50 являются достоверными при уровне значимости P=0,01; б) граница между внутриплеядными и межплеядными связями расположена в интервале 0,60 $\leqslant r_{xy} <$ 0,70; в) у разных групп (самцов и самок различных форм) дифференциация плеяд начинается при разном пороговом уровне; г) у всех изученных групп понтических раков выявлены две группировки признаков, характеризующие размеры

отдельных частей тела,— плеяда «клешни» и плеяда «головогруди», или «карапакса». Исключение составили самки белого дунайского рака, у которых не удалось выделить плеяду «клешни», что, вероятно, связано с малым объемом выборки (табл. 1); д) конфигурация дифференцированных плеяд у всех групп раков сходна. О процессе дифференциации и окончательной конфигурации плеяд можно судить на примере самцов белого дунайского рака (рисунок); е) изучаемые признаки характеризуются высокой степенью общей скоррелированности, о чем свидетельствуют коэффициенты гомогенности (табл. 2).

Таблица 2

Соотношения коэффициентов гомогенности (в %) признаков самцов и самок речных раков при различном пороговом уровне

Пороговый уровень, r_{xy} >	Белый днестровский рак				Белый дунайский рак		Красный кубанский рак	Длиннопалый рак	
	Весна		Осень		Осень		Осень	Весна	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♂	♀
0,70	69	57	74	35	34	55	61	59	79
0,75	52	50	72	25	19	44	50	51	73
0,80	38	38	62	15	14	30	31	44	71
0,85	29	26	46	7	9	22	17	26	50
0,90	13	8	15	1	4	14	10	9	30
0,95	3	1	2	0	3	3	4	4	7

Семейство Astacidae образовалось, по-видимому, еще в юре (Ortmann, 1902) или нижнем мелу — неокоме (Бирштейн, Виноградов, 1934). С тех пор условия обитания неоднократно изменялись настолько, что раки были вытеснены из моря в пресные водоемы. Однако несмотря на это, формы карапакса и клешни у них остались почти неизменными (Vanstraelen, 1928). Это, по всей видимости, обусловлено высокой степенью общей скоррелированности (уровнем интеграции) размеров различных частей тела. Этот факт в то же время подтверждает, что благодаря наличию развернутой системы корреляций организм в онтогенезе развивается «по своим собственным» законам, освобождаясь, в известной степени, от влияния факторов внешней среды (Шмальгаузен, 1969).

Вероятно, высокий уровень интеграции изученных признаков, к кото́рому приближаются только признаки черепа некоторых животных, имеющих внутренний скелет (Терентьев, 1959; Рыбцов и др., 1976), является адаптацией, служащей для сохранения пропорции частей и формы тела. Отсутствие подобного приспособления привело бы к значительному возрастанию энерготрат при плавании и снижению его скорости, что отрицательно сказывалось бы при бегстве и некоторых видах миграций.

Вполне вероятно, что форма тела речных раков жестко контролировалась действием естественного отбора, и при этом важное значение имели группировки признаков указанных двух плеяд. Видимо, объединение признаков в плеяды «клешни» и «карапакса», обусловлено четкой функциональной дифференциацией этих органов.

Карапакс с другими придатками покрова у рака выполняет пассивную функцию внешнего скелета. Как и у животных, имеющих внутренний скелет, он является опорой для мышц и различных органов. Но в отличие от этих животных, раки получают возможность расти, и, следовательно, изменять пропорции тела только во время линьки, частота которой зависит от возраста (от 2 до 8 раз в год).

Клешни, в отличие от карапакса, выполняют активные функции. Они играют важную роль при захвате пищи, ее удержании и поворачивании, при обороне, размножении, внутривидовых и межвидовых контактах (Stein, 1976) и плавании, когда они выполняют роль килей.

На поддержание корреляций необходимы затраты энергии, которые особенно велики во время линьки раков, размножения, переживания неблагоприятных условий. В эти периоды отдельные особи могут гибнуть из-за нехватки энергии на поддержание системы корреляций или на ее восстановление (Емельянов, 1976), например, после линьки.

Следует отметить, что у всех изученных подвидов понтических раков у самцов и самок одного подвида плеяды начинают дифференцироваться на одинаковом пороговом уровне. Исключение составляют лишь самки белого днестровского рака, у которых и весной и осенью дифференциация наблюдалась при более низком, чем у самцов, пороговом уровне. У самок этого подвида более низкая, чем у самок других подвидов, степень общей скоррелированности и, в противоположность последним, ниже, чем у самцов своего же подвида. Это еще раз подтверждает предположение о том, что белый днестровский рак таксономически обособлен от номинативного длиннопалого рака (Бродский, 1969; Бродский, и др., 1975; Романов и др., 1976).

ЛИТЕРАТУРА

Бирштейн Я. М., Виноградов Л. Г. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение.— Зоол. журн., 1934, 13, вып. 1, с. 39—70.

Бродский С. Я. Astacidae килийской дельты Дуная и некоторые соображения о происхождении раков с. з. Причерноморья.— В кн.: Лимнологические исследования. Киев : Наук. думка, 1969, с. 308—315.

Бродский С. Я., Балахнин И. А., Романов Л. М. Генетический анализ популяционной структуры речных раков из водоемов УССР. Сообщение I. Электрофоретические исследования сывороточных компонентов гемолимфы длиннопалого рака.— Генетика, 1975, 11, № 4, с. 63—68.

Емельянов И. Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок целинной степи Аскания-Нова.— Вестн. зоол., 1976, № 3, с. 14—19.

Романов Л. М., Балахнин И. А., Бродский С. Я. Генетический анализ популяционной структуры речных раков из водоемов УССР. Сообщение II. Электрофоретические исследования изоферментных систем сывороточных компонентов гемолимфы длиннопалого рака.— Генетика, 1976, 12, с. 81—86.

Рыбцов С. Е., Дубравина Н. Б., Житомирский В. Г. Изучение «внутриплеядных» и «межплеядных» связей признаков на примере лесной куницы (Martes martes uralensis Kuznetzov).— Журн. общ. биол., 1976, 37, № 4, с. 575—583.

Северцов А. Н. Собр. соч., 1949, т. V.— М.; Л. : Изд-во АН СССР.— 371 с.

Скориков А. С. Новый вид речного рака с Кавказа.— Изв. Кавказ. музея, 1911, 5, вып. 4, с. 328—340.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ, Сер. биол., 1959, № 9, вып. 2, с. 137—141.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд.— Применение математических методов в биологии, 1960, вып. 1, с. 27—36.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма.— Л.: Наука, 1969.— 493 с.

Ortmann A. The geographical distribution of the freshwater Decapods and its bearing upon ancient Geography.— Proc. Amer. philos. Soc., 1902, 41(171), p. 267—400.

Stein Roy A. Sexual dimorphism in crayfish che'ae: functional significance linked to reprodactive activities.— Can. J. Zool., 1976, 54, N 2, p. 220—227.

Terentyev P. V. Biometrische Untersuchungen über die morphologischen Merkmale Rana ridibunda Pall.— Biometrika, 1931, 23, N 1/2, S. 23—51.

Vanstraelen V. Astacus edwardsi Munier—Chalmas Ms., Astacidae du Paléocéne de Sézanne (Champagne), C. R.— Bull. Soc. Geol. France, 1928, (4) 28, p. 1—6.

Украинский н.-и. институт рыбного хозяйства

Поступила в редакцию 17.I 1978 г.